

## БІОЛОГІЯ

УДК 523.575.116.4

Шпильчин В. В., Антонюк М. З., Терновська Т. К.

ФЕНОТИПНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ ЗА ОЗНАКОЮ ВОСКОВА ОСУГА  
СЕРЕД ПРЕДСТАВНИКІВ ПІДТРИБИ *TRITICINAE*

Успадкування ознаки наявності/відсутності воскової осуги на рослині досліджено із застосуванням штучних амфідиплоїдів м'якої пшениці та створених на їх основі інтрогресивних ліній, які демонструють у низці послідовних генерацій зміну прояву ознаки. За результатами гібридологічного аналізу успадкування ознаки відбувається з порушенням законів Менделя. Мікросателітний аналіз з праймерами до локусів хромосоми 2D, де розташований ген інтересу *W2*, вказує на наявність різниці у структурі хромосоми 2D пшениці різних інтрогресивних ліній, проте не дає можливості пов'язати зміну у структурі хромосом зі зміною у прояві ознаки наявності/відсутності воскової осуги.

**Ключові слова:** *Triticinae*, штучні амфідиплоїди, неменделівське успадкування, воскова осуга, мікросателітний аналіз.

**Вступ.** Поверхня листка, а в більшості випадків і поверхня стебла пшеничних рослин може бути вкрита воскоподібною білуватою речовиною, що називається восковою осугою. Серед представників підтриби *Triticinae* поширені рослини як з восковою осугою, так і без неї. Відомо, що наявність осуги зумовлена генами *W*, розташованими на коротких плечах хромосом 2B та 2D [1]. Відсутність воскової осуги пояснюється інгібуванням синтезу В-дикетонів, за що відповідає ген-інгібітор *W2*, розташований на плечі 2DS виду *Ae. tauschii*, донора субгенома D м'якої пшениці [2–4]. У сучасних сортів м'якої пшениці цей ген представлений рецесивним алелем *w2*, тому рослини вкриті восковою осугою.

Прояв ознаки воскова осуга у штучно створених геномно-заміщених амфідиплоїдних форм Авролата, Авродес, Аврозис та Авротіка, субгеноми A та B яких походять від сорту м'якої пшениці Аврора (геном AABBDD), а субгеном D заміщений геномом одного з диплоїдних видів – представників роду егілопс: *Ae. umbellulata*, *Ae. speltoides*, *Ae. sharonensis* та *Ae. mutica*, відповідно [5], дещо своєрідний. При створенні цих штучних форм усі рослини не мали воскової осуги і були зеленого кольору. Отже, доміnantний ген *W2* отримано геномно-заміщеними формами у складі геному дикорослого родича. Пшениця є самозапильною рослиною, тому рослини наступних генерацій геномно-заміщених форм

повинні бути позбавлені осуги. На практиці, протягом 20 років серед нащадків амфідиплоїдів спостерігається поява рослин, які мають воскову осугу, тобто незрозумілим чином у згаданому матеріалі відбувається зміна стану алеля з доміnantного у рецесивний, і відповідно, втрачається інгібіторна дія гена *W2*. Описаний феномен спостерігався також серед геномно-доданих форм пшениці, створених як амфідиплоїди від схрещування лінії *T. durum* та двох видів егілопсу, *Ae. tauschii* та *Ae. comosa* [6].

Останнім часом у літературі приділяється все більше уваги процесам, які відбуваються в природних диких та штучно створених амфідиплоїдах під час формування їхнього геному [6–14]. Ознака наявності/відсутності воскової осуги має добру експресивність і фенотипна оцінка рослин завжди однозначна. Рослинний матеріал, який за походженням є штучними амфідиплоїдами та існує вже 30 років, а також інтрогресивні лінії, створені на основі їхніх геномів, є надзвичайно привабливою моделлю для вивчення внутрішньогеномних процесів, що відбуваються під час стабілізації гібридних геномів з використанням ознаки морфології рослин та молекулярно-генетичних маркерів, придатних для виявлення хромосомних перебудов у геномі.

У статті представлено результати гібридологічного аналізу геномно-заміщених форм та створених на їх основі інтрогресивних ліній

м'якої пшениці, контрастних за ознакою наявності воскової осуги на рослинах, а також характеристика інтрогресивних ліній пшениці щодо можливих перебудов, до яких залучена хромосома 2D або її гомеолог чужинного походження, із застосуванням мікросателітного аналізу.

**Матеріал та методи.** Було використано такий рослинний матеріал: геномно-заміщені форми Авродес (AABBSS), Аврозис (AABBS'S'), Авролата (геном AABBUU), Авротіка (геном AABBM'M'); геномно-додані форми AD(MI x *Ae. comosa*) (геном AABBCC), MIT28 (геном AABBDD); інтрогресивні лінії-похідні Авродеса, Аврозиса, Авролати (табл. 1);  $F_1$  від схрещування рослин геномно-заміщеної форми Авротіка з контрастними градаціями ознаки;  $F_1$  від схрещування рослин геномно-доданої форми AD(MI x *Ae. comosa*) з контрастними градаціями ознаки;  $F_1$  від схрещування ліній-похідних геномно-заміщених форм із сортом Аврора (AABBDD) та одна з однією;  $F_2$  від схрещування ліній-похідних геномно-заміщених форм із сортом Аврора (AABBDD) та одна з однією;  $F_1$  та  $F_2$  від схрещування рослин геномно-заміщеної форми Авротіка з контрастними градаціями ознаки;  $F_1$  та  $F_2$  від схрещування рослин геномно-доданої форми AD(MI x *Ae. comosa*) з контрастними градаціями ознаки.

Таблиця 1. Характеристика інтрогресивних ліній за походженням та фенотипом

Походження та фенотип	Номер ліній
Лінія-похідна Аврозису blue	35, 42, 43
Лінія-похідна Аврозису green	55, 56, 57, 58, 59, 60
Лінія-похідна Авролати green	50
Лінія-похідна Авролати blue	52, 53
Лінія-похідна Авродесу green	31
Лінія-похідна Авродесу blue	32, 33, 36, 38, 45
Лінія-похідна Авродесу blue leaves green ear	37
Лінія-похідна Авродесу green	39

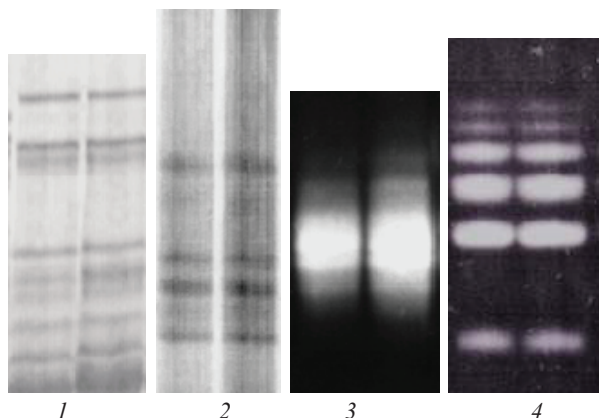
Для отримання електрофоретичних спектрів розділення продуктів ампліфікації у поліакриламідному гелі виділяли ДНК з паростків пшениці за допомогою СТАВ буфера. Ампліфікацію проводили з послідовностями праймерів для мікросателітних повторів, специфічних до 2D хромосоми. У дослідженні застосовувалися п'ять пар праймерів: до локусів *xcfd43*, *xcfd51*, *xcfd56*, *xcfd161* та *xbarc159*. Методика ПЛР виконана відповідно до [15]. Реакційна суміш для проведення ПЛР об'ємом 50 мкл містила: 250 нМ кожного праймера відповідного локусу, 50 нг ДНК, 0,2 мМ dATP, dCTP, dTTP, dGTP; 1,5 мМ  $MgCl_2$ ; 2 од. Taq-полімерази (Fermentas) з буфером, рекомендованим виробником. Після прогрівання протягом 3 хв при 94 °C проводили 35 циклів

у такому режимі: 1) денатурація – 94 °C – 1 хв; 2) гібридизація – 50 °C – 60 °C (залежно від праймеру) – 1 хв; 3) елонгація – 72 °C – 2 хв. Після закінчення циклів – 72 °C – 10 хв (фінальна елонгація).

Електрофорез продуктів ампліфікацій проводили у вертикальному 6%-ному поліакриламідному гелі (ПААГ) у денатуруючих умовах на ТВЕ буфері. Для електрофорезу брали 10 мкл реакційної суміші з ПЛР і змішували її з рівним об'ємом буфера нанесення такого складу: 99% формамід 19 мл, 0,5 М EDTA, pH 8,01 мл, бромфеноловий синій, ксилен ціанол. Прогрівали зразки 3 хв при температурі 95 °C на водяній бані, після чого їх вміщували на лід. Після проходження електрофорезу гелі забарвлювали за допомогою нітрату срібла [16]. Виділення та електрофоретичне розділення відповідних білків виконували за відомою методикою [17].

**Результати та обговорення.** Своєрідність прояву ознаки, що досліджується, така. Сорт Аврора, тетраплоїдний компонент якого AABB увійшов до складу гексаплоїдного геному геномно-заміщених форм, характеризується вираженою восковою осугою, яка вкриває всю рослину, колос та листки. Такі рослини мають блакитний колір, тому відповідну градацію ознаки ми називаємо блакитною [6]. Геномно-заміщені форми Авролати, Авродес та Авротіка на момент їх створення як амфідиплоїдів (1980 рік) від схрещування тетра-Аврори з видами егілопса, відповідно, *Aegilops umbellulata*, *Ae. speltoides*, *Ae. mutica*, характеризувались відсутністю воскової осуги [6]. Такі рослини виглядають зеленими, тому в роботі відповідна градація ознаки отримала назву зелена. Геномно-заміщена форма Аврозис (тетра-Аврора x *Ae. sharonensis*) АД, з моменту свого створення була блакитною. Серед рослинного матеріалу спостерігаються рослини з третьою градацією ознаки: листя блакитні, колос зелений, її позначено як зелено-блакитна. Геномно-додана форма AD (MI x *Ae. comosa*) на момент свого створення (1981) була зеленою. Цей амфідиплоїд має геном AABBCC, де субгеном AABB є геномом пшениці *T. durum*, а субгеном CC – виду егілопса *Ae. comosa*.

За даними багаторічного спостереження через деякий час серед рослин форм Авротіка та AD(MI x *Ae. comosa*) почали з'являтися блакитні рослини, а серед рослин Авродеса – рослини із зеленим колосом та блакитним листям. За рештою інших ознак морфології, фізіології, а також біохімічними, які були доступні для спостереження та оцінки, зелені та блакитні форми між собою не відрізнялись (рис. 1). Питання про можливе перезапилення з іншими генотипами пшениці навіть не розглядалось через ідентичність гліадинових спектрів зелених та голубих



**Рис. 1.** Електрофоретичні спектри глютенінів (1), гліадинів (2), бета-амілази (3) та альфа-амілази (4) зеленої (лівий спектр у кожній парі) та блакитної (правий спектр) рослини AD (MI x *Ae.comosa*)

рослин та повну стерильність штучних гібридів, отриманих від схрещування амфідиплоїдів із генотипами м'якої пшениці [17].

Пізніше, за 10–15 років після створення геномно-доданих форм на основі геному твердої пшениці MI та егілопса Тауша (створені у 1988 році), серед зелених рослин геномно-доданих форм MIT28, MIT334, MIT316 також почали з'являтися блакитні рослини. Кількісна оцінка частоти появи блакитних рослин серед зелених не дає можливості побачити будь-яку закономірність. Рослини з восковою осугою константні, тобто зелені серед них не з'являється ніколи [6].

Від схрещування геномно-заміщених форм пшениці з генотипом Аврора було отримано інтрогресивні лінії м'якої пшениці, до складу ге-

нома якого входили певні чужинні хромосоми чи їхні ділянки [18]. Серед ліній зустрічались як зелені, так і блакитні. У більшості зелених ліній за час спостереження за ними після їх створення постійно відбувається вищеплення блакитних рослин аж до втрати носіїв зеленої градації. Одночасно існує низка зелених ліній, серед яких не відбувається вищеплення блакитних рослин. Цікавим є той факт, що такі зелені лінії, які не вищеплюють блакитних форм, є серед ліній-похідних Аврозиса, єдиної зі всіх геномно-заміщених форм, що має блакитний колір. Процес створення лінії починався одразу після отримання нами геномно-заміщених форм внаслідок їх схрещування з генотипом Аврора. На нашу думку, на момент отримання геномно-заміщених форм Аврозис, як і всі інші, була зеленою і саме у такому стані схрещена з Аворою для ініціації створення інтрогресивних ліній. В той же час відбулося вищеплення з неї блакитної форми, а зелена форма була втрачена, адже тоді ознака воскова осуга ще не привернула уваги дивним проявом у поколіннях.

Результати оцінки гібридів  $F_1$  від схрещування ліній-похідних геномно-заміщених форм з генотипом Аврора та одна з однією за наявності контрастних градацій ознаки, що досліджується, дали неочікувані результати. Незважаючи на те, що зелений колір рослин відомий як домінуюча ознака [19], всі рослини  $F_1$  від схрещування контрастних за ознакою батьківських форм були або блакитними, або рослинами із зеленим колосом на блакитному стеблі (табл. 2). Це свідчить, що якась зміна у геномі зелених компонентів схрещування відбувається до моменту утворення гібридів.

**Таблиця 2.** Характеристика компонентів схрещування, гібридів  $F_1$  та  $F_2$  від схрещування ліній – похідних геномно-заміщених форм за ознакою воскова осуга

Комбінація схрещування	Компоненти схрещування		Гібриди	
	♀	♂	$F_1$	$F_2$
res 158 × Avrora	зелений	блакитний	блакитні	85 блакитних
res 160 × res 130	зелений	блакитний	блакитні	198 блакитних
res 193 × res 33	зелений	блакитний	блакитні	103 блакитних
res 60 × Avrora	зелений	блакитний	блакитні	101 блакитних
res 33 × Avrora	зелений	блакитний	блакитні	41 бл., 45 зелено-блак.
res 193 × res 33	блакитний	зелений	зелено-блак.	57 зелено-блак.
res 5 × res 105	зелений	блакитний	блакитні	82 блакитних
res 105 × res 60	блакитний	зелений	блакитні	61 блакитних
res 13 × res 19	зелено-блак.	блакитний	блакитні	117 блакитних
res 31 × res32-2	зелено-блак.	блакитні	зелено-блак.	94 блакитних
res 32-2 × res22	блакитні	зелено-блак.	блакитні	56 зелено-блак.
res 12 × res31	блакитний	зелено-блак.	зелено-блак.	34 бл., 52 зелено-блак.
res 21-1 × res32-2	зелено-блак.	блакитні	блакитні	68 бл., 10 зелено-блак.
res 12 × res 13	блакитний	зелено-блак.	блакитні	13 бл., 21 зелено-блак.
res 12 × res 13	блакитний	зелено-блак.	блакитні	82 блакитних
res 25 × res 22	блакитні	зелено-блак.	блакитні	49 бл., 14 зелено-блак.
(res3×res252) × (res3×res252)	зелені	блакитні	зелені	72 бл., 41 зел.
(res3×res252) × (res3×res252)	блакитні	зелені	зелені	41 бл., 28 зел.



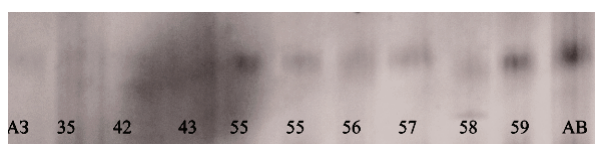
Таблиця 3. Характеристика компонентів схрещування, гібридів F<sub>1</sub> та F<sub>2</sub> від схрещування рослин Авротіки та AD(MI x *Ae.comosa*) з різними градаціями ознаки

Комбінація схрещування	Компоненти схрещування		Гібриди	
	♀	♂	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>
Avrotica 2 × Avrotica 1	блакитн.	зелений	зелені	36 блак., 23 зел.
(MI x <i>Ae.comosa</i> ) × (MI x <i>Ae.comosa</i> )	зелений	блакитн.	блакитні	12 блакитних, 44 зелених
(MI x <i>Ae.comosa</i> ) × (MI x <i>Ae.comosa</i> )	блакитн.	зелений	зелені	34 блакитних, 31 зелених

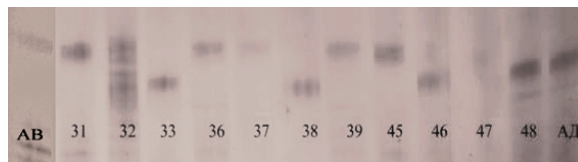
За наведеними результатами можна зробити лише один висновок: успадкування ознаки, що досліджується, не можна пояснити жодною з моделей успадкування, які впливають із наших знань про міжалельну взаємодію генів та розщеплення гібридних рослин. Причиною явища, що спостерігається, може бути будь-який прояв нестабільності геному, а також епігенетичні механізми генетичної мінливості. Якщо нестабільність геному проявляється у певних, одноманітних хромосомних перебудовах, які виникають у штучно сконструйованому геномі, такі зміни можна виявити через скринування рослинного матеріалу із застосуванням праймерів до мікросателітних локусів, локалізованих на хромосомі 2D, де розташований ген інтересу *W2*.

Аналіз електрофоретичних спектрів продуктів ампліфікації, отриманих із застосуванням праймерів до п'яти мікросателітних локусів, проводився на основі порівняння рухливості продуктів ампліфікації у 6%-ному акриламідному гелі. Ідентифікувати продукти ампліфікації у денатуруючих умовах вдалося для трьох локусів з п'яти, *xcfd51*, *xcfd56* та *xbarc159*. Оскільки лінії походять від різних геномно-заміщених форм (Авродеса, Аврозиса та Авролати), то їхні спектри аналізували окремо, у порівнянні зі спектром Аврори та відповідної геномно-заміщеної форми.

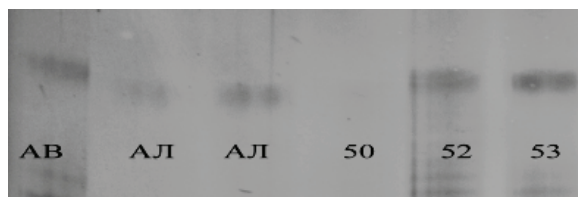
Продукт ампліфікації Аврори з праймером *xcfd56* (рис. 2), розмір якого дорівнює приблизно 220 п.н., є подібним до продуктів, що належать лініям 56 та 57, рослини яких є зеленими. Продукт ампліфікації Аврозису (A3) з цим праймером виявився рухливішим, а це означає, що він має менший розмір. Схожі компоненти є в лініях 35, 42 (у наявності воскова осуга), 55 та 59 (зелені рослини). Лінія 58 (рослина без воскової осуги) має на спектрі більш рухливий компонент, що не є характерним ні для Аврори, ні для Аврозису.

Рис. 2. Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Аврозису, з праймерами до мікросателітного локусу *xcfd56*

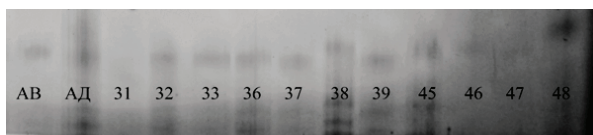
Серед ліній – похідних Авродесу (рис. 3) подібність до Аврори за рухомістю продукту ампліфікації демонструють лінії 31 (без осуги), 32, 36, 37(блакитні), 39 (без осуги), 45 (блакитні). Продукт ампліфікації генотипу Аврори є менш рухливим, порівняно з таким Авродесу; подібний компонент на спектрі має лінія 48. Компоненти спектра ліній 33 (блакитна), 38 (блакитна) та 46 є значно легшими за продукти ампліфікації, що належать Аврорі та Авродесу (АД).

Рис. 3. Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Авродесу, з праймерами до мікросателітного локусу *xcfd56*

Спектри продуктів ампліфікації ліній 50, 52 та 53 з праймером *xcfd56* аналізували у порівнянні зі спектрами Авролати та Аврори (рис. 4). Продукт ампліфікації генотипу Аврори виявився важчим за компонент спектра Авролати. Продукти ампліфікації, подібні за рухомістю до таких Аврори, було виявлено на спектрах ДНК ліній 52 (блакитна) та 53 (блакитна). Легший продукт, властивий спектру Авролати, наявний на спектрі лінії 50, яка не має воскової осуги.

Рис. 4. Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Авролати, з праймерами до мікросателітного локусу *xcfd56*

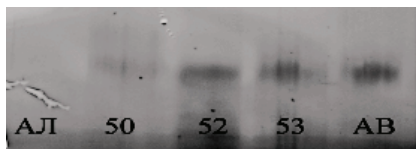
При аналізі електрофоретичного розділення продуктів ампліфікації, отриманих з праймерами до локусу *xcfd51* (рис. 5), розмір яких дорівнює приблизно 170 п.н., видно, що компонент Аврори є легшим за компонент Авродесу. У свою чергу подібними за рухливістю до Аврори є компоненти спектра, які утворені ДНК ліній 38 (блакитна), 45 (блакитна) та 46. Продукти ампліфікації ДНК



**Рис. 5.** Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Авродесу, з праймерами до мікросателітного локусу *xcfd51*

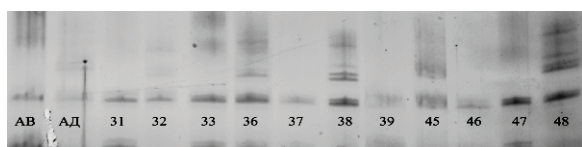
ліній 31, 32, 33, 36, 39 та 47 за рухливістю є подібними до компонента спектра Авродеса. Лінії 32, 33, та 36 мають воскову осугу, а лінії 31 та 39 є зеленими рослинами. Потрібно відзначити, що компоненти ліній 37 та 39 мають найбільшу рухливість, а продукт ампліфікації лінії 48 – найважчий.

При ампліфікації ДНК з праймерами до локусу *xcfd51* спектр Авролати (рис. 6) не мав жодного продукту. Компоненти спектра, отримані з ДНК ліній 52 та 53 (блакитні), мають таку саму рухливість, що й компонент ДНК Аврори. Компонент лінії 50 (зелена) виявився важчим за компонент Аврори і всіх інших ліній, що походять від Авролати.



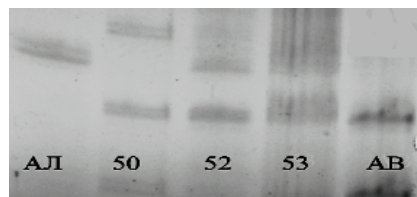
**Рис. 6.** Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Авролати, з праймерами до мікросателітного локусу *xcfd51*

Спектри продуктів ампліфікації ДНК ліній – похідних Авродесу з праймером до *xbarc159* аналізували у порівнянні зі спектрами Авродесу та Аврори (рис. 7). Окрім наявності очікуваного продукту ампліфікації, що має розмір приблизно 170 п.н., виявленого у спектрах усього без винятку наявного рослинного матеріалу, вдалося ідентифікувати додаткові компоненти в окремих лініях. На спектрі ДНК Авродесу додатково присутній чітко виражений важкий подвійний компонент, приблизний розмір якого становить 190 п.н. Саме такі компоненти наявні на спектрах, що належать лініям 38 (блакитна) та 48. Подвійні легкі компоненти були ідентифіковані у ліній 31 (зелена), 32, 33, 37, 38 (блакитні) та 47. На спектрах Аврори та ліній 31, 37, 39, 46, 47 не було ідентифіковано важких компонентів, наявних у Авродеса та лініях 36 і 45 (блакитні).



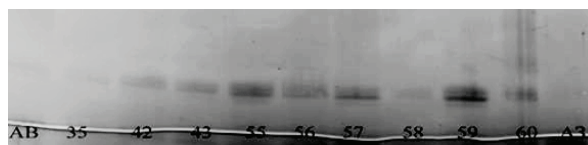
**Рис. 7.** Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Авродеса, з праймерами до мікросателітного локусу *xbarc159*

Спектри компонентів ампліфікації ДНК Аврори та Авролати з праймерами до локусу *xbarc159* відрізняються відсутністю у Авролати легкого та наявністю подвійного важкого продуктів (рис. 8). Подібний до цього подвійного важкого продукту компонент наявний у спектрі ліній 52 та 53, які є рослинами з восковою осугою. У лінії 50 (рослина без воскової осуги) також наявний додатковий подвійний компонент, що перебільшує за розміром важкі компоненти, наявні у Авролати та ліній 52 та 53.



**Рис. 8.** Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Авролати, з праймерами до мікросателітного локусу *xbarc159*

Компоненти ампліфікації ДНК Аврори та Аврозису з праймерами до мікросателітного локусу *xbarc159* (рис. 9) подібні між собою та компонентами ліній 57 і 58 (без воскової осуги). Компоненти на спектрах ліній 35, 42, 43, 55 та 59 виявилися подвійними і мали однакову рухливість.



**Рис. 9.** Спектри компонентів ампліфікації ДНК ліній, що походять від Аврозису, з праймерами до мікросателітного локусу *xbarc159*

**Висновки.** За результатами гібридологічного аналізу, успадкування ознаки наявність/відсутність воскової осуги на рослинах геномно-доданих та геномно-заміщених форм пшениці, а також отриманих від них інтрогресивних ліній відбувається з порушенням законів успадкування дискретних сталих одиниць інформації у геномі (алелів генів). Серед перевірених п'яти мікросателітних локусів, розташованих на хромосомі 2D пшениці, було виявлено три, що ініціюють утворення продуктів ампліфікації, поліморфних серед наявного рослинного матеріалу та придатних з цієї причини для мікросателітного аналізу з метою виявлення факту хромосомних перебудов, які супроводжуються втратою генетичного матеріалу. За електрофоретичними спектрами було ідентифіковано різницю у генетичному матеріалі серед ліній, які є контрастними за ознакою воскова осуга. Різниця у електрофоретичних спектрах продуктів ампліфікації за кожним з трьох мікросателітних локусів зелених та блакитних інтрогресивних ліній не пов'язана з фенотипом лінії за ознакою, що вивчалася.

- McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat / R. A. McIntosh, G. E. Hart, K. M. Devos, M. D. Gale, W. J. Rogers // A. E. Slinkard (Ed.) Proc. 9-th Intern Wheat Genet. Symp. Saskatoon (Saskatchewan, Canada, 2–7 August, 1998). – University Extension Press, 1998. – Vol. 5. – 235 p.
- Bennetzen J. Transposable element contributions to plant gene and genome evolution / J. Bennetzen // Plant Molecular Biology. – 2000. – Vol. 42. – P. 251–269.
- Jenks M. Mutants in *Arabidopsis thaliana* altered in epicuticular wax and leaf morphology / M. Jenks, A. Rashotte, H. Tuttle, K. Feldmann // Plant Physiology. – 1996. – Vol. 110 – P. 337–385.
- Tsunewaki K. Production of near-isogenic lines of common wheat for glaucousness and genetic basis of this trait clarified by their use / K. Tsunewaki, K. Ebana // Genes and Genetic Systems. – 1999. – Vol. 74 – P. 33–41.
- Жиров Е. Г. Геномная инженерия у пшеницы / Е. Г. Жиров, Т. К. Терновская // Вестник с.-х. науки. – 1984. – N 10. – С. 58–66.
- Терновська Т. К. Перебудова геному м'якої пшениці для її генетичного аналізу та інтрогресії генів : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора біол. наук: спец. 03.00.15 / Т. К. Терновська // НАНУ Інститут клітинної біології та генетичної інженерії. – К., 1999. – 32 с.
- Ainouche M. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae) / M. Ainouche, A. Baume, A. Salmon, G. Yanic // New Phytologist. – 2003. – Vol. 161. – P. 165–172.
- Bender J. Epigenetic control of an endogenous gene family is revealed by a novel blue fluorescent mutant of *Arabidopsis* / J. Bender, G. R. Fink // Cell. – 1995. – Vol. 83. – P. 725–734.
- Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants / L. Comai // Plant Molecular Biology. – 2000. – Vol. 43 – P. 387–399.
- Chen Z. Transcriptional analysis of nucleolar dominance in polyploidy plants: biased expression/silencing of progenitor rRNA genes is developmentally regulated in *Brassica* / Z. Chen, C. Pikaard // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 1997. – Vol. 94. – P. 3442–3447.
- Grant-Downton R. T. Epigenetics and its implications for plant biology 2. The “epigenetic epiphany”: epigenetics, evolution and beyond / R. T. Grant-Downton, H. G. Dickinson // Annals of Botany. – 2006. – Vol. 97. – P. 11–27.
- Korochkin L. I. What is epigenetics / L. I. Korochkin // Russian Journal of Genetics. – 2005. – Vol. 9. – P. 958–965.
- Shitsukawa N. Genetic and epigenetic alteration among three homoeologous genes of a class E MADS box gene in hexaploid wheat / N. Shitsukawa, C. Tahira, K. Kassai, C. Hiribayashi // The Plant Cell. – 2007. – Vol. 19 – P. 1723–1737.
- Yong Z. Analysis of DNA methylation variation in wheat genetic background after alien chromatin introduction based on methylation-sensitive amplification polymorphism / Z. Yong, L. Cheng, D. KeJun, T. Zong // Chinese Science Bulletin. – 2008. – Vol. 53 – P. 58–69.
- Röder M. S. A microsatellite map of wheat / M. S. Röder, V. Korzun, K. Wendehake // Genetics. – 1998. – Vol. 149. – P. 2007–2023.
- Benbouza H. Optimization of a reliable, fast, cheap and sensitive silver staining method to detect SSR markers in polyacrylamide gels / H. Benbouza, J.-M. Jacquemin, J.-P. Baudoin // Biotechnol. Agron. Soc. Environ. – 2006. – Vol. 10. – P. 77–81.
- Жиров Е. Г. Геномы пшеницы : исследование и перестройка: дис. на здобуття наук. ступеня доктора біол. наук: спец. 03.00.15 / Е. Г. Жиров // ВАСГНІЛ Науково-дослідний інститут сільського господарства ім. П.П. Лук'яненко. – Краснодар, 1989. – 350 с.
- Антонюк М. З. Створення та генетичне маркування ліній пшениці з хромосомами трьох видів егілопу: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.15 / М. З. Антонюк // НАНУ Інститут клітинної біології та генетичної інженерії. – К., 1995. – 16 с.
- Liu O. Molecular mapping of a dominant non-glaucousness gene from synthetic hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) / O. Liu, Z. Ni, W. Song, Z. Liu, O. Sun // Euphytica. – 2007. – Vol. 155 – P. 71–78.

V. Shpylchyn, M. Antonyuk, T. Ternovska

## PHENOTYPIC POLYMORPHISM IN GLAUCOUSNESS TRAIT AMONG *TRITICINAE* SUBTRIBE MEMBERS

*The inheritance of glaucousness in plants was studied using artificial common wheat amphidiploids and introgressive lines which demonstrated alterations in characteristic manifestation of the trait during successive generations. According to the results of hybridological analysis, the inheritance of this trait was inconsistent with the Mendel's laws. Microsatellite analysis using the primers to 2D chromosome loci where W2 gene was located indicated the difference in the structure of 2D chromosomes from various introgressive wheat lines but didn't allow to link the change in the chromosome structure with the alteration in manifestation of the trait presence/absence of glaucousness.*

**Keywords:** *Triticinae, artificial amphidiploids, non-mendelian inheritance, glaucousness, microsatellite analysis.*